Über die systematische und phylogenetische Stellung der Genera *Promeles* und *Semantor*

Von Erich Thenius
(Paläontologisches und Paläobiologisches Institut der Universität Wien)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Mai 1949)

Vorbemerkung.

Eines der interessantesten, aber auch schwierigsten Probleme der Paläontologie bildet die Beurteilung der systematischen und phylogenetischen Stellung einer fossilen Form. Ist erstere auch bis zu einem gewissen Grad von der Einstellung des jeweiligen Autors beeinflußt — die ihren jeweiligen Ausdruck in der binären oder trinären Benennung findet — und rein vom formalen Interesse (Nomenklatur) wichtig, so ist die phylogenetische Stellung darüber hinaus für allgemeine biologische Fragen von Bedeutung.

Wie schwierig die Beurteilung fragmentärer Reste ist, dürfte zur Genüge bekannt sein; ich erinnere bloß an Beispiele wie *Dinotherium,* das anfangs infolge des zerbrochenen Unterkiefers — dem einzigen bekannten Rest zur damaligen Zeit — für eine Sirene bzw. für ein Walroß gehalten wurde, an *Psephophorus,* deren vorerst isoliert vorliegende Plattenelemente vom Autor dieser Gattung auf einen „Edentaten" zurückgeführt wurden, an *„Lutra" franconica,* die auf Gliedmaßenreste begründet war, die einem Schuppentier angehören (vgl. Helbing 1938, p. 269), an die vom Verfasser erst kürzlich an Hand des bisher unbekannten Oberkiefergebisses dargestellte Mustelinennatur der *„Lutra" dubia* von Sansan und Göriach (Thenius 1949) usw. Ist in diesen Fällen die mangelnde Erkenntnis den einst unvollständig erhaltenen Belegen zuzuschreiben, so liegt andrerseits in vielen Fällen, wo von fragmentärer Erhaltung keine Rede sein kann, die Ursache in der verschiedenen Beurteilung einzelner, systematisch mehr oder

weniger wichtiger Organsysteme durch den betreffenden Autor. Analoge Beispiele liegen aus der Zoologie vor, indem die ersten Reste des Okapis (Fellstücke) als Zebra beschrieben wurden bzw. der große Panda *(Ailuropoda melanoleuca)* lange Zeit als Angehöriger der Bären betrachtet wurde, indessen bloß einen großwüchsigen Procyoniden repräsentiert.

Wirkt sich eine derartige Klärung oft auch nicht in dem Namen der einzelnen Art aus, so erscheint die systematische und damit auch die phylogenetische Stellung einzelner Arten von wesentlicher Bedeutung, was an dem Beispiel der Gattung *Semantor* erläutert werden soll.

Aus diesem Grund mag es verständlich erscheinen, wenn ich mich über zum Teil bereits mehrfach beschriebene Formen in dieser Hinsicht äußere.

Für die Überlassung von Material sei meinem Vorstande, Herrn Prof Dr. K. Leuchs †, auch an dieser Stelle herzlichst gedankt.

Einleitung.

Es ist eine altbekannte Tatsache, daß einzelne Merkmale oder ganze Merkmalskomplexe in systematischer Hinsicht wertvoller sind als andere. Bei den Vertebraten, insbesondere den Säugetieren, die dem Paläontologen praktisch ausschließlich in ihren Skeletteilen vorliegen, bilden Schädel und Gebiß die systematisch wichtigsten Organe. Am Schädel sind es vor allem die basalen Partien mit der Gehörregion, die bekanntlich durch „äußere“ Einflüsse am wenigsten verändert werden. Das Gebiß hingegen spiegelt sehr deutlich die durch verschiedene Lebensweise und damit Ernährung bedingten Unterschiede wider, wobei jedoch durch die im Organismus vorhandene Tendenz, am Vorhandenen festzuhalten (Döderleins Trägheitsgesetz, Abels Trägheitsgesetz, Dollosches Irreversibilitäts„gesetz“), meist den jeweiligen Ausgangszustand erkennen bzw. auf ihn rückschließen läßt. Während das Vordergebiß entsprechend seiner Funktion und den meist einfachen Zähnen systematisch weniger aussagt als das Backenzahngebiß, muß auch bei letzterem eine Unterscheidung getroffen werden. Bekanntlich sind manche Zahnbildungen recht variabel (Cingulum, Styli usw.). Ferner pflegen die in Reduktion befindlichen Zähne (vordere Prämolaren und hintere Molaren) im Ober- und Unterkiefer variabler zu sein als das bei Carnivoren entwickelte Brechscherengebiß (P^4/M_1 bei den Fissipediern). Daher wird auch verständlich, wenn ich im folgenden bei *Promeles* dem P^4 (im Verein mit anderen Merkmalen) größeren systematischen Wert beimesse

als etwa dem M^1. Immerhin zeigt[1] eine vergleichende Übersicht der rezenten Carnivoren, daß sich die einzelnen systematischen Einheiten wesentlich besser an Hand des P^4 gruppieren lassen als etwa durch den M^1. Dieses Prinzip als Grundsatz betrachtend, stelle ich mich mit F. Major in Gegensatz zu Pilgrim (1931), der bei seinen Carnivorenstudien dem M^1 größeren systematischen Wert beimißt als dem P^4.

Promeles palaeattica (Weithofer) und seine systematische und phylogenetische Stellung.

Diese Art wurde 1888 durch Weithofer auf Grund eines weitgehend vollständigen Skelettes unter der Bezeichnung *Mustela palaeattica* aus dem Unterpliozän von Pikermi beschrieben. Während Weithofer die Art als Mustelinen betrachtet, errichtet zwei Jahre später Zittel (1890) für diese Art infolge ihres in Einzelheiten von *Mustela* (= *Martes*) abweichenden Backenzahngebisses die Gattung *Promeles* und reiht sie den Melinen ein, nachdem bereits Schlosser (1888, p. 128) diese Art als *Meles* ? (*Mustela*) *palaeattica* aufführte. Nachdem Winge (1895, p. 66) diese Form dennoch als Mustelinen betrachtet, gibt F. Major (1902, p. 113 ff.) anläßlich der Beschreibung des zweiten bekanntgewordenen Schädels seiner Überzeugung Ausdruck, daß *Mustela palaeattica* weder als Angehöriger der Melinen zu betrachten noch eine generische Abtrennung von *Mustela* notwendig sei. "By the conformation of its upper carnassial, therefore, the fossil is excluded from the Melinae — the upper and the lower one making only a slight approach towards the form they have in some members of this subfamily, whilst the characters of the skull and the skeleton; so far as known, bring it likewise in closer connection with the Mustelinae and with *Mustela* in particuliar. To emphasize this, it seems preferable to have it in the latter genus, viz., to revive the name by which it was originally described. — *Mustela palaeattica* Weithofer" (p. 114). "We have to bear in mind that the teeth (M^1) of the Vienna specimen are scarely touched by wear, and that the granulations of the talon, of which there are only traces remaining in the worn tooth of the Turin specimen, are quite as conspicuous in unworn molars of recent Mustelas as they are in the Vienna tooth. The general form of the molar is dumbbellshaped in *M. martes*, *M. zibellina*, *M. pennanti* and *M. foina*" (p. 112). "On the whole the fossil tooth differs from the molars of the martes-

[1] Im folgenden sei hauptsächlich an die Musteliden gedacht.

group by slight characters only" (p. 113). Soweit die Ansicht Majors. Während sich Zdansky (1924, p. 57/58) weitgehend dem Standpunkt Majors anschließt, hält Pilgrim (1931, p. 44) die Bezeichnung *Promeles* aufrecht und betrachtet diese Gattung auf Grund eines Manuskriptes von C. W. Andrews als primitiven Angehörigen eines blind endenden Zweiges der Melinen. Pilgrim begründet seine Ansicht damit, daß der P^4 bloß einen primitiven Zug darstelle, da dieser Zahn angeblich sehr variabel ist, variabler als Skelett und Kranium. Die gegenüber *Martes* etwas verkürzten Gliedmaßen, der komplizierte M^1 und M_1, die Gaumenlänge und Merkmale der Schädelbasis[2] "show that it approximates to an early term of the line followed by *Meles*" (p. 43). Auch Simpson (1945) stellt *Promeles* zu den Melinen.

Diese einander mehr oder weniger konträr gegenüberstehenden Meinungen nötigen mich, der Frage nach der systematischen und damit auch der phylogenetischen Stellung dieser Form näherzutreten und die einzelnen Merkmale vergleichend gegeneinander abzuwägen.

Die im Verhältnis zur Breite etwas kurze Schnauze erinnert wohl an einen Dachs, doch unterscheidet sich *Promeles* von diesem durch das wie bei *Martes* relativ kurze Palatinum, indem die Choanenöffnung bloß 8—9 mm hinter der von den beiden M^1 gebildeten Linie liegt. Der wie bei *Martes* in flachem Bogen verlaufende Jochbogen setzt im Gegensatz zu *Meles* über dem P^4 und M^1 an. Das Foramen infraorbitale ist ähnlich *Martes* relativ klein und liegt wie bei dieser Gattung über dem Vorderteil des P^4 (bei *Meles* zwischen P^4 und M^1). Ferner ist der vom Jochbogen gebildete Unterrand der Orbita wie bei *Martes* mehr oder minder halbkreisförmig geschwungen, der Proc. liegt hinten. Die von Pilgrim betonte stärkere Entwicklung des Proc. postorbitalis ist auch bei rezenten Mardern zu finden, so daß darin keineswegs ein melines Verhalten zu erblicken ist. Auch hinsichtlich der Crista sagittalis kann ich bloß feststellen, daß in der erst weit hinten erfolgenden Verschmelzung beider Leisten und in dem Mangel einer richtigen, kammförmigen Entwicklung derselben eher ein musteliner Charakter liegt (vorliegende Exemplare rezenter Marder zeigen oft bis zum Hinterende unverschmolzene Leisten) als ein meliner. Freilich sind die Leisten gegenüber *Martes martes* und *M. foina* betonter, was in Zusammenhang mit der durch den verbreiterten M^1 vergrößerten Kaufläche steht und somit funktionell bedingt ist.

[2] Wie die Beschreibung des Originalschädels von Pikermi zeigt, sind letztere Merkmale unzutreffend.

Während die Unterkiefergelenkpfanne zu variabel ist, um zu systematischen Schlußfolgerungen herangezogen werden zu können, bietet die Schädelbasis mit der Gehörregion großen, auch von Pilgrim anerkannten Wert in systematischer Hinsicht. Im Gegensatz zu Pilgrim kann ich an dem mir vorliegenden Typusexemplar aus Pikermi bloß weitgehende Übereinstimmung mit *Martes* und deutliche Unterschiede gegenüber *Meles* konstatieren. Nach Pilgrim soll besonders das Vorderende der Bulla tympani die äußere Gehöröffnung und ihre Stellung sowie der Proc. paroccipitalis melin bzw. sich intermediär zwischen mustelin und melin verhalten. — So stimmt die äußere Konfiguration der gewölbten Bulla so weitgehend mit *Martes foina* überein, daß es schwer fällt, Unterschiede zu finden. Während bei *Meles*, ganz abgesehen von der abweichend geformten Bulla, das Foramen lacerum posterius doppelt entwickelt ist, bildet es bei *Martes* und *Promeles* einen einheitlichen, länglichen Durchbruch. Der sich knapp außen hinten davon anlegende Proc. paroccipitalis bildet wie bei *Martes* gewissermaßen die Fortsetzung der Bulla und ist eher in mediolateraler Richtung komprimiert als der anteroposterior zusammengedrückte und durch einen deutlichen Zwischenraum von der Bulla getrennte Proc. paroccipitalis bei *Meles*. Während der äußere Gehörgang wie bei *Martes foina* nur kurz ist und der caudal anschließende Proc. mastoideus sich in flach ansteigender Richtung in die Crista lambdoidea (= occipitalis) fortsetzt, besitzt *Meles* einen längeren äußeren Gehörgang und einen wesentlich stärkeren, besonders gegen ventral vorspringenden Proc. mastoideus, der die äußere Gehöröffnung sowohl hinten wie ventral umfaßt. Bei *Promeles* und *Martes* bildet dieser Processus bloß die caudale Begrenzung der Gehöröffnung. Diese Unterschiede fallen besonders bei Betrachtung von außen sehr stark ins Auge, und es ist unverständlich, wieso Pilgrim Ähnlichkeiten mit *Meles* konstatieren konnte, da selbst eine große Variabilität, wie sie bei rezenten Mardern zu beobachten ist, diese Unterschiede nicht zu überbrücken imstande ist.

Der Unterkiefer ist entsprechend seiner geringen Größe naturgemäß *Martes* ähnlicher als *Meles*. Wohl ist der Ramus horizontalis kürzer und relativ dicker als bei *Martes*, doch zeigen Processus coronoideus, Proc. angularis und der Condylus die typischen Kennzeichen von *Martes*. So verschmälert sich die Gelenkrolle bei letzterem und bei *Promeles* etwas gegen außen zu, bei *Meles* bleibt sie nahezu gleich stark. Das Foramen mandibulare liegt wie bei *Martes* etwas weiter vorne, die Fossa masseterica zeigt einen ähnlichen Verlauf usw.

Da nun der Schädel weitgehende Übereinstimmung mit den Mustelinen zeigt, sei noch kurz auf das Gebiß eingegangen, dessen Ausbildung bekanntlich für die Einreihung zu den Melinen ausschlaggebend war (vgl. Zittel). Durch den etwas gestreckten Bau erinnert der C sup. wohl an *Meles*, unterscheidet sich aber durch den mehr gerundeten basalen Querschnitt von diesem. Die vorderen Prämolaren sind durch den relativ schmalen (primitiven) Bau denen von *Martes* ähnlicher. Die nahezu vollständige Übereinstimmung des P^4 von *Promeles* mit *Martes* ist in der Literatur schon zur Genüge betont worden. Unterschiede liegen in dem mehr geraden (nicht eingebuchteten) Außenrand und dem nur schwach geschwungenen basalen Kronenrand der Außenseite. Demgegenüber weicht der M^1 durch seine Breite und durch das Vorhandensein eines Hypoconides von *Martes* ab und scheint an *Meles* zu erinnern. Immerhin rechtfertigt diese Eigenheit im Verein mit dem M_1 die generische Abtrennung von *Martes*. Dennoch lassen sich, abgesehen vom Umriß, auch gegenüber *Meles* Unterschiede erkennen, wie einheitliche Protoconleiste und deutlich gekörnelte Leiste am hinteren Innenrand des Zahnes, die bei *Meles* fehlt. Der Unterkiefercanin ist durch die starke hakenförmige Krümmung typisch melin entwickelt. Dagegen gleichen die Prämolaren durch ihre schlanke Gestalt weitgehend *Martes*, eine Ähnlichkeit, die noch verstärkt wird durch den mit Nebenhöcker versehenen P_4, der am P_4 von *Meles* völlig fehlt. Ein wesentlicher Unterschied jedoch liegt im Bau des M_1 begründet, der zeigt, daß es sich hier, trotz aller äußeren Ähnlichkeit, bloß um einen modifizierten *Martes*-Zahn handelt, was man vom M_1 von *Meles* nicht behaupten kann. Während bei *Martes* das Talonid des M_1 etwa ein Drittel der Zahnlänge ausmacht, erreicht es bei *Promeles* bald die Hälfte. Der M_1 von *Promeles* besteht aus dem normal entwickelten Trigonid mit schneidendem Paraconid, hohem Protoconid und knapp seitlich dahinterliegendem, ungefähr dem Paraconid gleich hohem Metaconid; an dieses schließt sich, nur durch eine seichte Kerbe getrennt, ein weiterer Höcker an, der sich wieder nach einem seichten Einschnitt in einen das Talonid umgebenden Wulst fortsetzt und am hinteren Außenende des Zahnes einen kleinen Höcker entwickelt. Vor diesem liegt das stattliche, durch einen deutlichen Einschnitt vom Protoconid getrennte Hypoconid. Demgegenüber ist bei *Meles* der dem Metaconid folgende Höcker durch eine tiefe Kerbe von diesem getrennt und ferner ein zweites Element entwickelt. Interessanterweise lassen sich nun an nicht usurierten M_1 von *Martes* sowohl hinter dem Metaconid als auch hinter dem Hypoconid, kurz dort, wo bei *Promeles* Kerben einzelne Höcker

begrenzen, feine Einschnitte beobachten, die lagemäßig vollkommen mit den bei *Promeles* konstatierten übereinstimmen.

Der im Umriß dreieckig gerundete M_2 zeigt bei *Promeles* deutlich zwei Haupthöcker (Protoconid und Metaconid) und das Talonid, während das Paraconid nur angedeutet ist. Analoge Verhältnisse finden sich bei *Martes*, bei *Meles* dagegen ist der Zahn zu modifiziert und läßt bloß noch das Protoconid als Höcker erkennen.

Von den Extremitäten liegen etliche vor, so daß auch diese zum Vergleich herangezogen werden können: Der Humerus zeigt neben mustelinen Zügen Anklänge an *Meles*, wie betonte Supinatorkante. Im Gegensatz zu letzterem reicht die Crista deltoidea nicht so weit distal. Der schlanke Radius erinnert eher an einen Mustelinen als an *Meles*. Das gleiche gilt für das Olecranon ulnae der Ulna, dessen Bau von *Meles* abweicht und mit *Martes* übereinstimmt, wenngleich der Schaft etwas weniger schlank ist.

Das Femur gleicht durch die Krümmung der Diaphyse und das durch ein langes Collum deutlich abgesetzte Caput *Meles*, was, soweit beurteilbar, auch für die Trochanteres gilt. Die Tibia ist schlanker als bei *Meles*, gedrungener als bei *Martes*. Die schlanken Metapodien sind dorsovolar gekrümmt und unterscheiden sich wesentlich von *Meles*. Dem Becken fehlt der für *Meles* charakteristische scharfe Kamm an der Außenseite des Ileums. Das Foramen obturatum ist relativ größer als bei dieser Gattung und stimmt mit jenem von *Martes* überein. Dementsprechend sind Ischium und Pubis schlanker, wie es auch für *Martes* zutrifft. Außerdem zeigt das Ischium dorsal einen kleinen, aber charakteristischen Fortsatz, wie er sich bei *Martes* und *Putorius*, nicht aber bei *Meles* findet.

Den vorhandenen Caudalwirbeln nach zu schließen, war ein gut entwickelter Schwanz vorhanden.

Wir werden daher kaum fehlgehen, in *Promeles palaeattica* eine an omnivore Ernährung angepaßte, terrestrische Form (vgl. Femur) zu sehen, die, der geringen Verkürzung der Hand bzw. der Gesamtextremität nach zu schließen, kaum fossorial gewesen sein dürfte. Mit diesem Ergebnis steht auch das Vorkommen in Pikermi und Samos in Einklang, indem von beiden Fundorten nur sehr wenig waldbewohnende und fast keine baumbewohnenden Formen nachgewiesen sind, sondern hauptsächlich Buschwald- und Steppenbewohner.

Vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus betrachtet, bildet *Promeles palaeattica* einen blind endigenden Zweig der Muştelinen, der in gewissen Merkmalen Anklänge an Melinen erkennen läßt,

die nicht genetisch bedingt sind, sondern Konvergenzerscheinungen darstellen. Damit kommen wir zu der bereits 1888 von Weithofer vertretenen Ansicht, daß *Promeles palaeattica* einen Mustelinen mit melinen Zügen darstellt[3].

Semantor macrurus Orlov und seine Bedeutung für die Phylogenie der Pinnipedier.

Im Jahre 1933 beschrieb Orlov aus unterpliozänen Schichten von Pavlodar (Westsibirien) die Reste eines Carnivoren (Hinterextremität samt Becken, Lumbal- und Caudalwirbelsäule), die er infolge ihrer sichtlichen Anpassung an das Wasserleben als Angehörige einer eigenen Familie (Semantoridae) betrachtet, die er den Pinnipediern zuzählt. Bei seinem sehr gewissenhaft durchgeführten Vergleich mit Lutrinen einer-, mit Pinnipediern andrerseits betont er die große Übereinstimmung einzelner Knochenelemente mit Lutrinen, stellt jedoch *Semantor* auf Grund seines von *Lutra* abweichenden und *Callorhinus* ähnelnden Beckens zu den Pinnipediern. Auch in der jüngeren Literatur (Magne de la Croix 1937, Simpson 1945, Friant 1947, p. 24) wird diese Stellung beibehalten, obwohl letzterer schreibt: "It is barely possible that it is a pinniped-like lutrine (or other mustelid) rather than a lutrine-like pinniped" (p. 233).

Wie schon eingangs erwähnt, sind mit der systematischen Stellung, ob Pinnipedier oder ob Lutrine, wesentliche phylogenetische Folgerungen verknüpft. Bekanntlich gehen die Pinnipedier auf landbewohnende Carnivoren zurück; während Mivart die Otariiden von den Ursiden ableitet, stammen die Phociden nach diesem Autor von den Lutrinen ab[4]. Dieser Ansicht folgend, betrachtet Orlov *Semantor* als Bindeglied zwischen den Fissipediern und gewissen Pinnipediern. „*Semantor* selbst, welcher ein Zeitgenosse der sibirischen Hipparionfauna ist, stellt ohne Zweifel einen Seitenzweig der Pinnipedier dar und kann nicht für einen Vorfahren der übrigen und bekannten Robbenformen erklärt werden, infolge des relativ jungen geologischen Alters desselben, welches kaum größer ist als das obere Miozän" (Orlov 1933,

[3] Wie ich nachträglich ersehe, betrachtet auch Viret die Gattung *Promeles* nicht als echten Melinen (s. Villalta-Comella und Crusafont-Pairó 1944, p. 25).

[4] Auf die übrigen von Wortmann (Creodontia), Matthew (Pantolestidae), Kellogg (primit. Feliden), Abel (? Caniden) u. a. vertretenen Ansichten kann hier nicht näher eingegangen werden.

p. 252). Ferner schließt u. a. die Verschmelzung von Tarsale I und II jeden rezenten Pinnipedier als Nachkommen aus.

Da die Ähnlichkeit mit den Lutrinen keine Konvergenz sein kann, stellt *Semantor macrurus* nach Orlov einen Beleg für die Ableitung der Pinnipedier (zumindest der Phociden) von Lutrinen dar. Die Möglichkeit, daß *Semantor* ein in gewissen Merkmalen robbenartig spezialisierter Lutrine sein könnte, wird von Orlov als äußerst unwahrscheinlich abgelehnt: „Mit gleichem Erfolg, obschon mit einem noch geringeren Wahrscheinlichkeitsgrade, könnte man das Umgekehrte zulassen, d. h. daß *Semantor* ein Vertreter der Lutrinen sei — mit einem Becken und mit der Mehrzahl der Knochen der hinteren Extremität, welche in allen Einzelheiten nach dem Typus der Pinnipedier, speziell der Phociden, gebaut sind" (p. 252).

Wenn Orlov sehr richtig bemerkt, „eine endgültige Schlußfolgerung über die phylogenetische Bedeutung von *Semantor* kann man nur im Falle ziehen, wenn auch die übrigen Teile des Skeletts und vor allem der Schädel und die Zähne bekannt sein werden" (p. 251), so will ich dennoch meinen Standpunkt kurz darlegen und die Gründe, die mich zu dieser Ansicht führen, festhalten. Eine endgültige Entscheidung sei vollständigeren Funden vorbehalten.

Wie schon betont, legt Orlov bei seinen Überlegungen das Hauptgewicht auf das von *Lutra* stark abweichende, dem Pinnipedier *Callorhinus* (= Otariide) sehr ähnliche Becken.

Ein Vergleich der einzelnen Knochenelemente, der der besseren Übersicht halber in Tabellenform angeführt sei, ergibt nachstehendes Bild:

Fundstück	Merkmal	
	lutrin	pinnipedierartig
Lendenwirbel	lutrin	
Os sacrum	lutrin	—
Caudalwirbel	lutrin[5]	—

Reduktion analog zu *Enhydra* bereits deutlich, was mit der steigenden Funktionsübernahme der Hinterextremität zum Steuern und Rudern zusammenhängt.

Fundstück	Merkmal	
	lutrin	pinnipedierartig
Becken	intermediär[6]	
Femur	lutrin[7]	—
Tibia	intermediär	
Fibula	intermediär[8]	
Astragalus und Calcaneus	lutrin	—
Naviculare	lutrin	—
Tarsale I und II	lutrin, aber verschmolzen	—
Cuboideum	—	phocid
Mt. I, II, III	intermediär[9]	
Mt. IV	lutrin	—
Mt. V	intermediär	
Phal.	lutrin	—

[6] Ein Vergleich mit dem Becken von *Enhydra*, das Orlov anscheinend nicht vorlag und sehr variabel zu sein scheint, zeigt große Übereinstimmung mit dem von *Semantor*, so u. a. durch das längsovale Foramen obturatum; *Semantor* erweist sich bloß etwas höher spezialisiert.

[7] Weicht stark von den Pinnipediern ab, besonders in der proximalen Partie; die von Orlov gefundene Ähnlichkeit mit *Callorhinus* kann ich nicht bestätigen.

[8] Verwachsung von Tibia und Fibula, wie sie für die Pinnipedier charakteristisch ist, fehlt; Fibula besitzt große Ähnlichkeit mit *Enhydra*.

[9] Zu beachten ist, daß die Tarsalia von *Enhydra* zwar nur unbedeutend von den Landottern verschieden sind, Metapodien und proximale Phalangen jene für die Pinnipedia, Sirenia und marine Chelonia charakteristische Abplattung aufweisen (vgl. Jacobi 1938, p. 31).

Von achtzehn verglichenen Skelettelementen sind zehn, also 55,5%, typisch lutrin gestaltet, sieben, d. h. 38,5%, nehmen eine Mittelstellung ein und ein Skeletteil, d. s. 6,0%, ist phocid entwickelt. Da einerseits durch *Enhydra* die zwischen den Lutrinen und *Semantor* bestehende „Kluft“ überbrückt ist, andrerseits *Semantor* in gewisser Hinsicht noch stärker an das Wasserleben angepaßt ist als der Meerotter, erklärt sich die „Zwischenstellung“ einzelner Knochenelemente. Über das Gliedmaßenskelett von *Enhydra* findet sich schon bei W a g n e r (1849) folgende Bemerkung: „Im ganzen sind die Ober- und Unterschenkelknochen verhältnismäßig kürzer als bei den Fischottern, dabei aber viel stärker, und während bei diesen der Oberschenkel fast so lang wie der Unterschenkel ist, ist dagegen beim Seeotter der erste merklich kürzer. In dieser Beziehung sowie in der starken Verbreiterung des Femurs liegt eine entfernte Annäherung an die Robben, an die allenfalls auch die größere Streckung des Hinterfußes erinnern dürfte“.

Demnach ist *Semantor marcrurus* als Angehöriger der Unterfamilie der Lutrinen zu betrachten und die Ähnlichkeit mit Pinnipediern als Konvergenz zu deuten.

Damit ist nicht nur die Familie Semantoridae zu streichen, sondern sind auch die von O r l o v gefolgerten phylogenetischen Schlüsse hinfällig. Auf die weiteren Vorstellungen des genannten Autors über die Lebensweise dieser Form sei nur kurz eingegangen. Bekanntlich war *Enhydra* einst keine rein pelagisch lebende Art. So schildern S t e l l e r (1753) und S n o w (1910) das Laufen von *Enhydra* als sehr fördernd, und ferner, daß diese Art im Sommer in Seen und Flüsse, also ins Süßwasser, aufsteige. Heute lebt *Enhydra lutris* durch die starke Verfolgung durch den Menschen vorwiegend pelagisch, wobei die Hinterextremität als Ruder verwendet wird (vgl. J a c o b i 1938, p. 49).

Angesichts der ähnlichen, *Enhydra* aber übertreffenden Gliedmaßenspezialisation von *Semantor* darf wohl eine analoge Lebensweise angenommen werden.

Abschließend seien hier noch einige grundsätzliche Bemerkungen über die Herkunft der Pinnipedier und ihre von M i v a r t und O r l o v (zumindestens teilweise) angenommene Ableitung von Lutrinen angeführt. Nach unserer bisherigen Kenntnis treten uns die Pinnipedier in fast gleicher Spezialisationshöhe wie die rezenten Angehörigen bereits im Miozän entgegen. So sind in dieser Zeit nicht nur die einzelnen Familien zu unterscheiden (vgl. K e l l o g 1922, N a g a o 1941), sondern lassen sich auch bereits, um nur ein Beispiel zu erwähnen, innerhalb der Phociden die Pho-

cinen und Monachinen auseinanderhalten, ein Zeichen, daß ihre Abspaltung von den zweifellos terrestrischen Vorfahren bereits lange Zeit zurückliegt. Demgegenüber treten uns die Ursiden erst im unteren Miozän, Lutrinen mit allerdings hochspezialisierten Formen (*Potamotherium*) im jüngeren Oligozän entgegen. Da die Abspaltung der Pinnipedier somit mindestens im Alttertiär, und zwar Eozän (vgl. das Auftreten von angeblichen Pinnipediern in der Kreidezeit) vollzogen sein mußte, ist eine Ableitung von diesen Carnivoren aus zeitlichen Gründen unmöglich. Kann also aus diesen Gründen nicht an derartige phylogenetische Beziehungen gedacht werden, so erschiene auch das Auftreten einer derartigen „Zwischenform" im Jungtertiär äußerst befremdend.

Damit kommen wir also zu dem Schluß, *Semantor macrurus* als einen hochspezialisierten Vertreter der Lutrinen und Zeitgenossen der Hipparionenfauna anzusehen. Bekanntlich sind in den letzten Jahren auch Lutrinen aus Hipparionenfaunen bzw. gleichaltrigen Schichten beschrieben worden, wie *Enhydriodon* (?) *latipes* von Pikermi (s. Pilgrim 1931), *E. lluecai* von San Algézares in Spanien (Villalta-Comella und Crusafont-Pairó 1945), so daß, selbst unter Berücksichtigung der Tatsache, daß es sich bei diesen Arten bloß um Bach- bzw. Flußbewohner handelt, der Gedanke naheliegt, in *Semantor macrurus* einen Vertreter dieser im Gebiß ebenfalls hochspezialisierten Gruppe, deren Vertreter auch aus Indien (Pilgrim 1932) und Afrika (vgl. Stromer 1931) bekannt sind, zu erblicken. Ähnlich *Enhydra* sind bei *Enhydriodon* die einzelnen Zähne stark verbreitert.

Immerhin wäre ein derartiger Zusammenhang nicht ausgeschlossen. Eine endgültige Klärung dieser Frage jedoch können erst weitere, vollständigere Funde bringen.

Zusammenfassung.

Auf Grund der Untersuchung des Originalmaterials von *Promeles palaeattica* aus dem Unterpliozän von Pikermi wird diese Art im Gegensatz zu Pilgrim und Simpson als ein in gewissen Merkmalen melin erscheinender terrestrischer und omnivorer Musteline angesehen.

Die von Orlov aus dem Unterpliozän von Pavlodar beschriebenen und als primitiver Pinnipedier angesehenen Reste von *Semantor macrurus* werden als Lutrine gedeutet und damit die Familie Semantoridae eingezogen, und die von Orlov phylogenetisch gedeutete Ähnlichkeit zwischen Lutrinen und Pinnipediern als Konvergenz betrachtet. Diese erklärt sich aus der in-

folge gleicher Lebensweise gleichsinnig erfolgenden Umgestaltung einzelner Organe. Damit wird auch die von Mivart und Orlov gezogene Schlußfolgerung, in den Lutrinen die Stammformen der Pinnipedier sehen zu wollen, hinfällig. Das gleiche gilt für die Ursiden, da diese zur Zeit der Abspaltung der Pinnipedier von terrestrischen Carnivoren überhaupt noch nicht existierten.

Literaturverzeichnis.

Friant, M., Recherches sur le femur des Phocidae. Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belgique **23**, Nr. 2, Bruxelles 1947.

Helbing, H., Nachweis manisartiger Säugetiere im stratifizierten europäischen Oligozän. Eclogae geol. Helvet. **31**, p. 269, Basel 1938.

Jacobi, A., Der Seeotter. Monograph. d. Wildsäugetiere **6**, Leipzig (Schöps) 1938.

Kellogg, R., Pinnipeds from Miocene and Pleistocene Deposits of California. Univ. Calif. Public. Geol. Sci. **13**, Berkeley 1922.

Magne de la Croix, P., De l'origine des pinnipèdes. Anal. Soc. Cient. Argent. **123**, p. 321, Buenos Aires 1937.

Major, C. J. F., On Mustela palaeattica from the Miocene of Pikermi and Samos. Proceed. Zool. Soc., p. 109, London 1902.

Nagao, T., On occurence of a fossil Sea Lion in the Miocene deposits of Sinano, Japan. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. (4) **6**, p. 75, Sapporo 1941.

Orlov, J. A., Semantor macrurus (Ordo Pinnipedia, Fam. Semantoridae fam. nova) aus den Neogenablagerungen W-Sibiriens. Trav. Inst. Paléozool. **2**, p. 165, Leningrad u. Moskau 1933.

Pilgrim, G. E., Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe. British Museum (Natural History), London 1931.

— The Fossil Carnivora of India. Palaeontolog. Indica N. S. **18**, Calcutta 1932.

Simpson, G. G., The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, New York 1945.

Snow, H. J., In forbidden Seas. Recollection of the Sea Otter Hunting in the Kurils. London 1910.

Steller, G., Ausführliche Beschreibung von sonderbaren Meeresthieren. Halle 1753.

Stromer, E., Reste süßwasser- und landbewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Klein Namaqualandes (SW-Afrika). S. B. math.-phys. Kl. Bayer. Akad. Wiss., p. 17, München 1931.

Taylor, W., The problem of aquatic adaptation in the Carnivora, as illustrated in the osteology and evolution of the Sea-Otter. Univ. Calif. Public. Geol. Sci. **7**, p. 465, Berkeley 1914.

Thenius, E., Die tortone Säugetierfauna von Neudorf a. d. March (ČSR.) und ihre Bedeutung für die Helvet-Tortongrenze. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. Wien, Akad. Anz. 1949.

Villalta-Comella, J. F. de und Crusafont-Pairó, M., Nuevos carnivoros del Vindoboniense de la cuenca de Vallés-Panadés. Notas y Comun. Inst. Geol. y Miner. España **13**, p. 55, Madrid 1944.

Villalta-Comella, J. F. de und Crusafont-Pairó, M., Enhydriodon lluecai n. sp., el primer lutrido del Pontiense español. Bolet. Real. Soc. Españ. Hist. Nat. **43**, p. 383, Madrid 1945.

Wagner, A., Bemerkungen über die Beschaffenheit des Knochengerüstes des Seebären und des Seeotters. Arch. f. Naturgesch. **15**, p. 39, Berlin 1849.

Weithofer, A., Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Pikermi bei Athen. Beitr. z. Paläont. Österr.-Ung. etc. **6**, p. 225, Wien 1888.

Winge, H., Jordfundne og unlevende Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Mus. Lundii Afh. Copenhagen, II, **4**, p. **3**, Kopenhagen 1895.

Zdansky, O., Jungtertiäre Carnivoren Chinas. Palaeontolog. Sinica, C, **2**, 1, Peking 1924.

Zittel, K. A. v., Handbuch der Paläontologie I., Abt. IV., Mammalia. München u. Leipzig (Oldenbourg) 1890, 1891—1893.